Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg. Bull. K. Belg. Inst. Nat. Wet.	Bruxelles Brussel	31-X-1979

51	ENTOMOLOGIE	5

A PROPOS DES GENITALIA ♂ ET DES TRACHÉOBRANCHIES DES ÉPHÉMÉROPTÈRES « PERMOPLECTOPTÈRES » : UN PROBLÈME D'HOMOLOGIES

PAR

Georges DEMOULIN

Selon R. J. TILLYARD (1932, p. 117), on peut décrire les appendices abdominaux des « Permoplectoptères » (1) comme suit : « Tail-filaments and male genitalia similar to those of recent forms ». Parlant des seuls *Protereismatidae,* F. M. CARPENTER (1933, p. 490) confirme que « the genital claspers of the male were very much like those in existing species ». Ce qui ne nous apprend quand même pas grand chose. A quoi ressemblaient, par exemple, les branches du forceps ? Aux appendices mobiles et pluriarticulés de certains *Palingeniidae* ? Ou à ceux, simples et ankylosés, de certains *Caenidae* ? Ou encore à ceux, absents (!), de certains *Oligoneuriidae* ? On ne le dit pas.

R. J. TILLYARD (op. cit., p. 119) est cependant un peu plus explicite. Dans les genitalia ♂ des « Permoplectoptères », il constate que « the outstanding characters... are the swollen forceps-basis, the long, jointed styli, and apparently also a strong bifid penis ». Il utilise ces données dans sa reconstruction du ♂ imago de *Protereisma permianum* SELLARDS (TILLYARD, op. cit., fig. 5) et présente les branches du forceps comme 5-articulées. Une reconstruction de la même espèce, proposée par F. M. CARPENTER (op. cit., fig. 27) semble, sur ce point précis, conforme.

Il est alors intéressant de constater que personne ne semble avoir jamais figuré ou décrit en entier les genitalia ♂ d'un authentique *Protereismatidae* (2). Il semble donc bien que les deux reconstructions icono-

(1) *Protereismatidae* + *Misthodotidae* + *Eudoteridae.*

(2) E. H. SELLARDS (1907) figure quelques fragments inutilisables; il déclare que chez *P. permianum* (op. cit., p. 348, fig. 4) « the forceps are thick and strong ».

graphiques précitées ne peuvent reposer — pour ce qui a trait aux genitalia ♂ — que sur un exemplaire pratiquement complet de… *Misthodotes obtusus* (SELLARDS) qui appartient à une autre famille (*Misthodotidae*) ! R. J. TILLYARD (op. cit., p. 264, fig. 19) décrit cet exemplaire comme suit : « Male genitalia exceptionally large, attached along a broad base to segments 8-9, and consisting of a broad forceps-basis and a pair of forceps each about 2 mm long; the forceps apparently divided into five segments and pointed apically. Between the forceps lies a somewhat asymmetrical but strongly bifid organ wich appears to be the penis ».

Ne disposant pas de l'exemplaire original, j'avoue ne pas bien comprendre comment ces genitalia ♂ peuvent s'attacher à la fois au segment 8 et au segment 9. Quant au pénis, rien n'empêche a priori qu'il soit bifide, comme c'est le cas chez bien des formes actuelles. Mais qu'il soit asymétrique est plus inattendu. Ne peut-on penser qu'en fait ce qui a été observé sur le fossile n'est qu'une moitié de l'organe ? Encore de nos jours, bien des espèces montrent un pénis constitué par deux lobes séparés, dont chacun est plus ou moins compliqué à l'apex (éventuellement : bifide).

On ne sait rien des genitalia des *Eudoteridae*. Mais on doit se demander jusqu'à quel point R. J. TILLYARD, puis F. M. CARPENTER avaient le droit d'étendre à tous les « Permoplectoptères » les données fournies par *M. obtusus.*

Si, chez les *Misthodotidae*, les tarses étaient 4-articulés (CARPENTER, F. M., 1939, p. 63), les *Protereismatidae,* généralement plus grands, avaient des tarses 5-articulés (CARPENTER, F. M., 1933, p. 489). Ne se pourrait-il donc pas que, parallèlement, les branches du forceps des *Protereisma* aient compté plus de 5 articles ? Ce nombre s'élève bien à 7 chez des espèces tant actuelles (*Palingenia*) que fossiles (*Hexagenites*) et les formes actuelles semblent montrer que la réduction du nombre des articles des branches du forceps peut être une forme de spécialisation (parfois peut-être en rapport avec une diminution de taille).

* * *

La présence d'un forceps de type classique chez les « Permoplectoptères » soulève par ailleurs, indirectement, un problème de portée plus générale : la signification morphologique des trachéobranchies des Ephémères. Un rappel de certaines notions générales en facilitera l'exposé.

Chez les Thysanoures — classiquement considérés comme ayant donné naissance aux Ptérygotes — la face ventrale des urites « non-génitaux » est formée d'un sternum triangulaire, encadré latéro-postérieurement par une paire de plaques basales qui seraient les bases élargies et aplaties de pattes par ailleurs atrophiées. Sur le bord postérieur de ces plaques, s'articulent une paire d'appendices simples : les « styles ». Ceux-ci, en raison

de leur musculature, font penser (SNODGRASS, R. E., 1935) à des télopodites. Mais la présence de structures apparemment identiques (quoique non musclées) sur les coxae thoraciques II et III des Machilides a été invoquée comme argument pour y voir des épipodites coxaux, les plaques basales des urites étant par là même reconnues comme coxopodites.

Selon R. E. SNODGRASS (op. cit.), les appendices plus ou moins articulés que porte le bord postérieur du 9ᵉ urite de certains ♂ de Ptérygotes — dont les Ephémères — sont homologues aux styles abdominaux des Thysanoures; il les appelle donc « gonostyles ».

Chez les Ephémères adultes, il n'y a pas d'autres styles; mais il n'en est pas de même chez les larves. En effet, R. E. SNODGRASS (op. cit.) homologue à des styles les appendices trachéobranchiaux des larves d'Ephémères.

L'auteur américain était conscient des difficultés que pouvait poser l'homologation qu'il proposait. Il écrit (SNODGRASS, R. E., 1936, p. 76) : « The posterior position of the mayfly claspers on the ninth abdominal segment may be difficult to reconcile with the idea that the styli are serial homologues of the laterally placed gills on the more anterior segments in the larva, and yet the evidence is equally strong (or weak) in each case that the organ in question is a derivative of a segmental appendage ». Et il ajoute : « It is tempting te regard the abdominal stylus in any case as the telopodite of a simplified appendage — the only objection to so doing is the presence of a similar coxal stylus on the thoracic legs of *Machilis* in addition to the true telopodite ». Sa conclusion est que « perhaps the truth is that some of our ideas about insect morphology are not to be taken too seriously but in their favour it may be said that, where inconsistencies are not too inconsistent, they establish a fundamental concept on which may be based a uniform terminology ».

Reste à savoir si le désir d'établir une « terminologie uniforme » justifie les « inconsistances pas trop inconsistantes »...

De ce qui précède, il résulterait néanmoins : 1) que les styles abdominaux des Thysanoures sont soit des épipodites soit des télopodites; 2) que ces styles sont de toute façon des homologues sériaux à la fois des trachéobranchies et des branches du forceps ♂ des Ephémères.

* * *

Ces deux propositions doivent être examinées à la lumière de certains faits qu'on a pu observer chez les larves d'Ephéméroptères « Permoplectoptères ».

Il faut tout d'abord rappeler que les larves en question sont encore assez mal connues. Mais ce qui nous importe ici est de connaître leurs trachéobranchies et surtout le nombre de celles-ci.

Chez *Phthartus rossicus* HANDLIRSCH, authentique Ephémère qu'on a tenté avec plus ou moins de bonheur de rapporter aux *Protereismatidae,* il y a 9 paires de trachéobranchies (urites I-IX) classiquement décrites comme ayant la forme de baguettes ciliées. Forme rappelant donc assez bien celle des styles abdominaux des Aptérygotes, mais que O. A. TSHERNOVA (in litt.) considère comme fort douteuse.

Chez les *Misthodotidae,* on connaît des larves à trachéobranchies de forme plus classique (foliacées), décrites et figurées (TSHERNOVA, O. A., 1965, fig. 8) au nombre également de 9 paires : *Misthodotes sharovi* TSHERNOVA.

On constate donc que chez les *Misthodotes,* le 9e segment abdominal porte chez la larve une paire de trachéobranchies, et chez l'adulte ♂ une paire de branches du forceps. Or, le principe même de l'homologie des appendices ne permet pas la présence de deux paires de « styles » sur un même segment (ici, le 9e).

Sans doute, on peut arguer que ces deux paires de structures ne sont pas présentes « en même temps ». Mais c'est alors admettre que, au moment de la métamorphose subimaginale, les trachéobranchies IX se transforment « instantanément » en gonostyles adultes. C'est pour le moins fort peu vraisemblable. En outre — mais c'est ici que l'absence de documents est particulièrement cruelle — on peut penser que, déjà au Permien, les larves matures d'Ephémères montraient l'ébauche du futur forceps alors que les trachéobranchies IX étaient encore en place.

La présumée homologie des trachéobranchies IX et des branches du forceps semble donc bien devoir être reléguée parmi les « inconsistances » envisagées par R. E. SNODGRASS (1936). Et, dans ces conditions, il semble plus logique sans doute de considérer que les trachéobranchies et les branches du forceps ♂ des Ephéméroptères ne sont pas homologues. Dans l'état actuel de nos connaissances, on peut, apparemment, rapporter les trachéobranchies à des épipodites coxaux et les branches du forceps à des télopodites; ce qui expliquerait entre autres les différences de position de ces appendices par rapport au corps du segment qui les porte (3).

(3) Selon J. BIRKET-SMITH (1971, Ent. Scand., II, pp. 139-160), les homologies classiquement proposées pour les appendices abdominaux — et plus spécialement pour les genitalia — des Ephéméroptères ne sont pas valables. D'après cet auteur, le segment abdominal montre : les deux branches du forceps, qui sont des modifications secondaires de la plaque styligère qui, elle-même, dérive de la région ventrale du segment; deux pénis, qui sont de vrais gonostyles portés par les bras péniens eux-mêmes identifiés comme de vrais gonocoxae. De nouvelles recherches, dépassant le cadre de cette petite note, seront nécessaires pour vérifier la valeur de cette nouvelle interprétation des appendices abdominaux. Mais on doit, dès à présent, noter que, selon l'auteur scandinave, « the male appendices, usually termed penes...... are — at least in parts — homologous with, at least parts of the abdominal gill appendages, which again are generally considered telopodites (or styli) of true abdominal appendages ».

Dans ces conditions, il faudrait admettre que, à l'occasion de la mue subimaginale, les trachéobranchies IX larvaires se transformaient — au Permien — en lobes du pénis des adultes. Le problème reste alors entier...

RESUME

Les genitalia ♂ des *Misthodotidae* sont relativement bien connus et d'un type apparemment classique; mais c'est arbitrairement que les divers détails de leurs caractères morphologiques ont été étendus aux autres Ephéméroptères permiens. Par ailleurs, la présence de trachéobranchies sur le 9e segment abdominal des larves connues de « Permoplectoptères » semble indiquer que trachéobranchies et branches du forceps ne sont pas homologues, les premières étant des épipodites coxaux et les seconds étant des télopodites.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

CARPENTER, F. M.

1933. *The lower permian Insects of Kansas. VI. Delopteridae, Protelytroptera, Plectoptera and a new collection of Protodonata, Odonata, Megasecoptera, Homoptera and Psocoptera.* (Proc. Amer. Acad. Arts & Sci., LXVIII, p. 411.)

1939. *Id. VIII. Additional Megasecoptera, Protodonata, Odonata, Homoptera, Psocoptera, Protelytroptera, Plectoptera, and Protoperlaria.* (Ibid., LXXIII, p. 29.)

HANDLIRSCH, A.

1904. *Über einige Insektenreste aus der Permformation Russlands.* [Mém. Acad. imp. Sci. St-Petersbourg, (8), XVI, 5.]

SELLARDS, E. H.

1907. *Types of Permian Insects. II. Plectoptera.* (Amer. Journ. Sci., XXIII, pp. 345-355).

SNODGRASS, R. E.

1935. *Principles of Insect Morphology.* (McGraw-Hill Book Company, New York & London; 1935.)

1936. *Morphology of the Insect abdomen. Part III. The male genitalia.* (Smithson. Miscell. Coll., XCV, 14.)

TILLYARD, R. J.

1932. *Kansas permian Insects. Part 15. The order Plectoptera.* [Amer. Journ. Sci., (5), XXIII, p. 97.]

TSHERNOVA, O. A.

1965. *Some fossil Mayflies (Ephemeroptera, Misthodotidae) from permian beds of the Ural.* (Entom. Obozr., XLIV, p. 353) (en russe).

1970. *On the classification of the fossil and recent Ephemeroptera.* (Ibid., XLIX, p. 124) (en russe, résumé anglais.)

INSTITUT ROYAL DES SCIENCES NATURELLES DE BELGIQUE.